

NOTES SUR LES GRENOUILLES VERTES
(GROUPE DE RANA KL. ESCULENTA LINNE, 1758)

I. INTRODUCTION

Alain DUBOIS

Laboratoire des Reptiles et Amphibiens,
Muséum national d'Histoire naturelle,
25 rue Cuvier, 75005 Paris, France

ABSTRACT. - *This paper introduces a series of papers dealing with the systematics and distribution of the European green frogs, especially in France. A list of the various European species and kleptons of green frogs is given, with preliminary data on the distribution of these forms in France.*

Pendant longtemps, les zoologistes ont considéré qu'il n'existait en Europe qu'une seule espèce de Grenouilles vertes, *Rana esculenta* Linné, 1758. C'était l'opinion notamment du grand herpétologue BOULENGER qui, dans ses travaux consacrés aux Amphibiens d'Europe (BOULENGER, 1898, 1910), ne reconnaissait l'existence que d'une seule espèce, *Rana esculenta*, celle-ci comportant plusieurs "variétés" (on dirait aujourd'hui sous-espèces): la variété "nominative" ou *forma typica*, présente en Europe occidentale et centrale et en Italie; la variété *ridibunda*, de plus grande taille et à longues pattes, présente en Europe centrale, du sud et de l'est, en Asie occidentale et en Afrique du Nord; la variété *lessonae*, de plus petite taille et à pattes plus courtes qu'*esculenta*, présente en Europe occidentale et centrale et en Italie du nord; et la variété *chinensis*, présente en Asie orientale.

Dès le début de notre siècle, tous les auteurs ne furent pas d'accord avec BOULENGER pour ne voir dans les différentes sortes de Grenouilles vertes que des variétés d'une même espèce. Bon nombre d'auteurs, notamment, ne pouvaient admettre que les grandes Grenouilles vertes à longues pattes d'Europe du centre et de l'est, du Proche-Orient et d'Afrique du Nord appartenaient à la même espèce que les Grenouilles vertes de taille

moyenne de France et d'autres régions d'Europe occidentale, et considérèrent que ces grandes Grenouilles constituaient une espèce distincte, *Rana ridibunda* Pallas, 1771. Quant aux Grenouilles de plus petite taille et à pattes plus courtes, elles n'étaient en général pas placées dans une espèce distincte, mais parfois dans une variété ou sous-espèce particulière: *Rana esculenta lessonae* Camerano, 1882.

Dans leurs listes des Amphibiens et Reptiles d'Europe, MERTENS & MULLER (1928, 1940) puis MERTENS & WERMUTH (1960) admettaient l'existence en Europe de trois formes de Grenouilles vertes: *Rana esculenta* Linné, 1758; *Rana ridibunda ridibunda* Pallas, 1771; et *Rana ridibunda perezii* Seoane, 1885.

Ce sont les travaux d'un naturaliste polonais, Leszek BERGER, qui, à partir des années 1960, amenèrent un changement radical dans notre compréhension du groupe des Grenouilles vertes d'Europe. Ce chercheur remarqua qu'en Pologne les Grenouilles vertes pouvaient être classées en trois catégories bien distinctes, entre lesquelles n'existaient pas d'intermédiaires: une petite forme à pattes courtes, qu'il appela *lessonae*; une forme de taille moyenne et à pattes moyennement longues, à laquelle il réserva le nom *esculenta*; et une grande forme à longues pattes, qu'il appela *ridibunda*.

Ayant caractérisé morphologiquement les trois formes, BERGER entreprit des croisements entre formes et au sein de celles-ci. Il constata ainsi: (1) que les croisements entre *lessonae* redonnaient uniquement des *lessonae*; (2) que les croisements entre *ridibunda* redonnaient exclusivement des *ridibunda*; (3) que les croisements entre *esculenta* étaient en général stériles; (4) que les croisements entre *lessonae* et *ridibunda* donnaient naissance à des hybrides ayant un phénotype *esculenta*; (5) que les croisements entre *lessonae* et *esculenta* ou entre *esculenta* et *ridibunda* étaient parfois stériles, et parfois donnaient naissance à des animaux de type *esculenta*.

De ces observations, BERGER déduisit: (1) que *Rana lessonae* et *Rana ridibunda* étaient deux bonnes espèces bien distinctes; (2) que *Rana esculenta* était une forme hybride, issue de croisements spontanés dans la nature entre les deux précédentes espèces. Ces résultats suscitèrent la surprise, sinon l'incrédulité, des batrachologues européens, et plusieurs autres chercheurs entreprirent des travaux approfondis sur la morphologie, la génétique, l'écologie, l'évolution et la systématique des Grenouilles vertes d'Europe. Tous ces travaux, non seulement confirmèrent la validité des conclusions de BERGER, mais encore permirent de découvrir

bien d'autres particularités extraordinaires de ce groupe de Grenouilles. Il ne sera donné ici qu'un bref résumé de ces problèmes relativement complexes, dont nous avons présenté ailleurs un exposé plus détaillé (DUBOIS, 1977).

Il est maintenant bien établi que *Rana lessonae* et *Rana ridibunda* sont de bonnes espèces. La forme *esculenta* est issue d'hybridations entre ces deux espèces, mais ses caractéristiques ne sont pas celles d'un hybride "normal". Cette forme, dont le génotype comporte un génome *lessonae* et un génome *ridibunda*, est capable de se reproduire dans la nature. Elle possède une méiose d'un type particulier, dite "hybridogénèse", à l'issue de laquelle les gamètes produits sont en général de type "parental pur", c'est-à-dire soit *ridibunda* soit *lessonae*. A chaque génération, cet hybride se croise avec l'une des deux espèces dont il est issu, et ces croisements redonnent naissance à des hybrides de type *esculenta*. Ces hybrides ne peuvent donc, en général, se reproduire que grâce à l'intervention, à chaque génération, d'une des deux espèces parentales dont ils proviennent. Pour se reproduire, ils ont donc besoin de "voler" des gamètes à une autre espèce, ce qui nous a amené à proposer pour de telles formes, qui ne sont pas de vraies "espèces" au sens moderne du terme (voir DUBOIS, 1977), le terme général de "kleptons" (DUBOIS & GUNTHER, 1982). Pour distinguer les kleptons des espèces biologiques vraies, nous avons proposé un mode d'écriture particulier, consistant à placer le signe "kl." entre le nom de genre et le nom du klepton: ainsi la Grenouille verte de Linné doit-elle maintenant s'appeler, non plus *Rana esculenta* Linné, 1758, mais *Rana kl. esculenta* Linné, 1758. Enfin, l'ensemble constitué d'un klepton et des deux espèces vraies qui lui ont donné naissance a été dénommé "synklepton": ainsi le synklepton *esculenta* comprend-il le klepton *esculenta* et les espèces *lessonae* et *ridibunda*.

La situation concernant les Grenouilles vertes d'Europe est encore bien plus compliquée que ce qui vient d'être brièvement présenté. En effet il n'existe pas seulement en Europe les trois formes mentionnées ci-dessus. Il existe d'autres espèces, et d'autres kleptons. Principalement grâce à des méthodes d'analyse biochimique (électrophorèses de protéines en particulier), il a été possible de distinguer les formes dont nous donnons ci-dessous la liste, qui sont parfois très difficiles ou impossibles à séparer par l'étude de la seule morphologie. Outre les noms scientifiques de ces formes, nous donnons ci-dessous des noms français qui permettront de les désigner sans faire appel aux noms latins; certains de ces noms ont déjà été employés ailleurs (DUBOIS, 1980).

(1) En Europe de l'ouest, du centre et du nord on rencontre l'espèce *Rana lessonae* Camerano, 1882 (Grenouille de Lessona). Il se pourrait toutefois que sous ce nom soient encore confondues deux espèces distinctes, car les croisements entre *lessonae* de Pologne et d'Autriche sont partiellement stériles (TUNNER, 1980).

(2) En Europe du centre, du nord, de l'est et du sud-est se rencontre l'espèce *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Grenouille rieuse).

(3) Dans le sud de la France et en péninsule ibérique, on trouve l'espèce *Rana perezi* Seoane, 1885 (Grenouille de Perez), autrefois considérée comme une sous-espèce de *Rana ridibunda* mais qui est une espèce bien distincte.

(4) En Italie péninsulaire, en Sicile et en Corse, se rencontre une autre espèce, qui ne possède pas encore de nom latin, mais qu'on désigne actuellement (UZZELL & HOTZ, 1979) du nom anglais de "southern non-hybrid" (Grenouille verte italienne non-hybride).

(5) Dans l'île de Corfou et dans l'ouest de la Grèce, une nouvelle espèce, non encore nommée (Grenouille de Corfou), vient d'être découverte (TUNNER & HEPPICH, 1982).

(6) En Europe de l'ouest, du centre et du nord, on trouve le klepton *Rana kl. esculenta* Linné, 1758 (Grenouille verte de Linné), issu d'hybridations initiales entre *Rana lessonae* et *Rana ridibunda*. *Rana kl. esculenta* se rencontre en général en populations mixtes avec *Rana lessonae*, mais parfois aussi, apparemment, en populations pures. Les populations du dernier type peuvent comporter un grand nombre d'animaux triploïdes, dont la méiose se déroule d'une manière particulière (GUNTHER, UZZELL & BERGER, 1979).

(7) Dans le sud de la France, GRAF, KARCH & MOREILLON (1977) ont récemment découvert un nouveau klepton, encore non nommé en latin (Grenouille de Graf), morphologiquement très voisin d'*esculenta*, mais qui possède un génome *ridibunda* et un génome *perezi*. *Rana ridibunda* étant absente du sud de la France, il se pourrait que ce klepton ait pris naissance par des phénomènes d'hybridation entre des *Rana perezi* du sud de la France et des *Rana kl. esculenta* du sud du Massif-Central (DUBOIS & GUNTHER, 1982).

(8) En Italie péninsulaire, se rencontre un autre klepton, encore non nommé en latin et désigné actuellement comme "southern hybrid" (Grenouille verte italienne hybride), qui porte un génome *ridibunda* et un génome du "southern non-hybrid" (UZZELL & HOTZ, 1979).

(9) Il est vraisemblable que les Grenouilles vertes du Proche et du Moyen-Orient, celles d'Égypte et celles d'Afrique du Nord, appartiennent à une ou plusieurs autres espèces et/ou kleftons distincts des formes européennes.

(10) Enfin les formes d'Extrême-Orient appartiennent à plusieurs espèces, entièrement distinctes de celles d'Europe (KAWAMURA & NISHIOKA, 1979).

Une telle situation peut paraître décourageante. Le nombre de formes distinctes est élevé. Toutes les formes en question sont morphologiquement très ressemblantes, et une détermination certaine n'est souvent possible qu'à l'aide d'études biochimiques (électrophorèses de protéines). Avec une grande habitude, il peut devenir possible à un chercheur de reconnaître, même sur le terrain et sans capturer les animaux, deux formes bien distinctes, comme par exemple *Rana lessonae* et *Rana kl. esculenta*, mais même dans ce cas des erreurs de détermination se produisent. De plus, certaines formes, comme les *esculenta* triploïdes par exemple, ne pourront dans tous les cas être reconnues que par des travaux de biochimie, de caryologie ou de morphométrie fine.

Il ne faut toutefois pas se décourager. Les travaux sur les Grenouilles vertes européennes se poursuivent activement dans plusieurs pays d'Europe. Les Grenouilles vertes de France, longtemps délaissées, commencent à être l'objet de travaux sérieux de prospection, d'études biochimiques, caryologiques et morphométriques (WIJNANDS, 1978; DUBOIS, 1979; TUNNER, HEPPICH & DUBOIS, inédit). Il est possible dès à présent de donner une première esquisse de la répartition des Grenouilles vertes en France, qui demandera à être complétée et corrigée par les travaux ultérieurs.

(1) Dans la région parisienne, le nord, l'est (Vosges, Jura) et le centre (Massif-Central) de la France, ne semblent exister que des peuplements mixtes *Rana lessonae* - *Rana kl. esculenta* ("système L-E" de UZZELL & BERGER, 1975).

(2) Au sud de la Garonne jusqu'aux contreforts des Pyrénées, au sud du Massif-Central, en Camargue, se rencontre l'espèce *Rana perezi*. La Grenouille de Graf, récemment découverte dans le Gard, a vraisemblablement une répartition plus vaste que ce département, peut-être similaire à celle de la Grenouille de Perez en France, mais cette répartition est encore très mal connue.

(3) Dans l'Indre, à côté de peuplements mixtes appartenant au système L-E, nous avons découvert des populations apparemment pures de *Rana kl. esculenta* triploïdes, qui sont actuellement à l'étude (TUNNER, HEPPICH & DUBOIS, inédit).

(4) Les Grenouilles vertes de Bretagne sont très mal connues. KAWAMURA & NISHIOKA (1979) ont récemment signalé la présence de *Rana ridibunda* à Roscoff, ce qui ne manqua pas de nous surprendre. Renseignement pris, les animaux sur lesquels portait leur étude, qui leur avaient été expédiés de Roscoff par M. Jean VASSEROT, n'avaient pas été capturés par ce dernier dans la nature mais provenaient de l'Aquarium de Saint-Malo, et étaient de provenance inconnue (VASSEROT, 1979); il est fort vraisemblable qu'il s'agissait d'exemplaires de *Rana ridibunda* obtenus chez un marchand de Grenouilles et originaires d'Europe de l'Est, ce qui expliquerait les résultats des chercheurs japonais. Nous manquons de données pour l'instant, mais il semble probable que les Grenouilles vertes de Bretagne appartiennent au système L-E, avec peut-être aussi des populations pures d'*esculenta* triploïdes.

(5) Introduite dans plusieurs régions (par exemple la Vendée) à la suite du commerce de Grenouilles pour la consommation des cuisses, *Rana ridibunda* semble absente à l'état spontané de la majeure partie du territoire français. Elle serait néanmoins présente, sans y avoir été introduite artificiellement, dans certaines régions de l'est (PARENT, 1981).

(6) En Corse, enfin, il semble que ne se rencontre qu'une seule forme de Grenouille verte, la Grenouille verte italienne non-hybride.

Le bref tableau qui précède n'est donné qu'à titre indicatif, et comporte probablement, malgré son imprécision, des erreurs. Il faut espérer que les travaux en cours sur ce groupe de Grenouilles feront avancer nos connaissances sur la répartition des différentes formes, notamment en France, et fourniront aux naturalistes des méthodes simples d'identification des différentes formes, basées sur la morphologie, les couleurs, le chant des mâles, l'étho-écologie, etc., qui permettront une étude fine de la répartition des différentes formes à l'échelle régionale et locale, sans avoir à faire appel aux méthodes biochimiques ou caryologiques.

Les prochaines notes de cette série tenteront d'aborder ces problèmes et d'éclaircir peu à peu la situation actuellement confuse dans ce domaine.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOULENGER, G. A., 1898. - *The Tailless Batrachians of Europe*. Part II. London, Ray Society: 211-376.
- 1910. - *Les Batraciens, et principalement ceux d'Europe*. Paris, Doin: i-iii + 1-305.
- DUBOIS, A., 1977. - Les problèmes de l'espèce chez les Amphibiens Anoures. *Mém. Soc. zool. Fr.*, 39: 161-284.
- 1979. - Anomalies and mutations in natural populations of the *Rana "esculenta"* complex (Amphibia, Anura). *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 55: 59-87, pl. I.
- 1980. Reptiles et Amphibiens. Traduction et adaptation française du texte de N. ARNOLD, illustré par D. OVENDEN et H. HEINZEL. *Domino*, 4: dépliant couleur 50 x 132 cm.
- DUBOIS, A. & GUNTHER, R., 1982. - Klepton and synklepton: two new evolutionary systematics categories in zoology. *Zool. Jb. Syst.*, 109: 290-305.
- GRAF, J.-D., KARCH, F. & MOREILLON, M.-C., 1977. - Biochemical variation in the *Rana esculenta* complex: a new hybrid form related to *Rana perezi* and *Rana ridibunda*. *Experientia*, 33: 1582-1584.
- GUNTHER, R., UZZELL, T. & BERGER, L., 1979. - Inheritance patterns in triploid *Rana "esculenta"* (Amphibia, Salientia). *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 55: 35-57.
- KAWAMURA, T. & NISHIOKA, M., 1979. - Isolating mechanisms among the water frog species distributed in the Palearctic region. *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 55: 171-185, pl. VII-XII.
- MERTENS, R. & MÜLLER, L., 1928. - Liste der Amphibien und Reptilien Europas. *Abh. senckenberg. naturf. Ges.*, 41: 1-62.
- 1940. - Die Amphibien und Reptilien Europas. (Zweite Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1940). *Abh. senckenberg. naturf. Ges.*, 451: 1-56.
- MERTENS, R. & WERMUTH, H., 1960. - *Die Amphibien und Reptilien Europas*. (Dritte Liste, nach dem Stand vom 1. Januar 1960). Frankfurt, Kramer: i-xi + 1-264.
- PARENT, G. H., 1981. - Matériaux pour une herpétofaune de l'Europe occidentale. Contribution à la révision chorologique de l'herpétofaune de la France et du Benelux. *Bull. Soc. linn. Lyon*, 50: 86-111.
- TUNNER, H. G., 1980. - Kreuzungsexperimente mit Wasserfröschen aus österreichischen und polnischen Mischpopulationen (*Rana lessonae* + *Rana esculenta*). Eine Analyse biochemischer und morphologischer

- Merkmale. *Z. zool. Syst. Evol.-forsch.*, 18: 257-297.
- TUNNER, H. G. & HEPPICH, S., 1982. - A genetic analysis of water frogs from Greece: evidence for the existence of two species. *Sous presse.*
- UZZELL, T. & BERGER, L., 1975. - Electrophoretic phenotypes of *Rana ridibunda*, *Rana lessonae*, and their hybridogenetic associate, *Rana esculenta*. *Proc. Acad. nat. Sci. Phila.*, 127: 282.
- UZZELL, T. & HOTZ, H., 1979. - Electrophoretic and morphological evidence for two forms of green frogs (*Rana esculenta* complex) in peninsular Italy (Amphibia, Salientia). *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 55: 13-27.
- VASSEROT, J., 1979. - Communication personnelle (lettre du 22 novembre 1979).
- WIJNANDS, H. E. J., 1978. - Plasma albumins and biometrical characteristics of different forms of *Rana esculenta* complex. *Zool. Jb. Syst.*, 105: 337-346.